

PRODUCTION PRIMAIRE EN MER DU NORD

J.P. MOMMAERTS

Laboratorium voor Ekologie en Systematiek - V.U.B.

Au cours de l'année 1971, une première série de mesures de capacité photosynthétique du phytoplancton faites in vitro à bord du "Mechelen" ont permis de faire la carte de la production potentielle (POT. PROD.) en Mer du Nord et de mettre en évidence certains lieux d'anomalie (faible production potentielle pour une grande quantité de phytoplancton ou vice-versa) peut-être révélateurs de pollution ou d'eutrophisation.

Il nous manquait cependant des confirmations expérimentales à nos calculs de production intégrée (INT. PROD.), c.à.d. de production primaire locale (in situ), soumise d'heure en heure aux variations locales d'un grand nombre de paramètres physiques, chimiques et biologiques, et modifiant d'heure en heure l'écosystème par des prélèvements de nutriments et des excréments diverses.

L'année 1972 a donc vu notre programme d'échantillonnage et de mesures s'amplifier considérablement dans le but de s'attaquer à ce problème. Les études sur la production potentielle et les contributions relatives du microplancton et du nanoplancton, entamées en 1971, se sont poursuivies inchangées, mises à part certaines simplifications mineures.

Cette synthèse fait appel aux résultats publiés dans les rapports techniques :

- 1971 / 0 Biol I
- 1971 /01 Biol 01 (contient aussi 02)
- 1971 /03 Biol 01
- 1972 /01 Biol 01
- 1972 /02 Biol 01
- 1972 /03 Biol 01
- 1972 /02-03 Biol 02

INTRODUCTION

Parmi les différentes équations d'évolution du modèle mathématique de la Mer du Nord, celle qui régit l'interaction de type "biochimique" entre substances dissoutes de la catégorie des nutriments (N, P et Si notamment) et les organismes planctoniques peut se déduire des mesures de production primaire in situ ($M.L^{-2}.T^{-1}$).

Par contre, la production primaire potentielle - autrement dit la capacité photosynthétique d'un échantillon mesurée in vitro - est assimilable dans une large mesure à une variable d'état (puisque'elle est corrélée à la biomasse du phytoplancton présent).

Parmi de nombreux auteurs, Fleming (1939), Ketchum et Redfield (1948), Vinogradov (1953) et Riley et al. (1956), ont analysé le phytoplancton marin en populations mélangées ou en cultures pures. Les rapports qu'ils ont observé entre les constituants majeurs et la cellule (C, N, P) se sont révélés statistiquement constants (bien que la composition chimique d'une population phytoplanctonique donnée puisse varier en fonction des conditions dans lesquelles elle croît). Le rapport C : Si est également assez constant pour une aire donnée.

Comme les éléments chimiques sont soustraits à la phase liquide dans les proportions requises pour la croissance des producteurs primaires, ces rapports fournissent une base stoechiométrique pour le calcul de l'uptake des nutriments résultant de l'activité biologique du phytoplancton.

C'est pourquoi, tous nos efforts ont porté sur la connaissance de la production in situ. Deux démarches simultanées sont poursuivies :

1. le calcul de la production in situ à partir de résultats obtenus in vitro et de mesures de transparence de l'eau et d'irradiance notamment. Des modèles de plus en plus raffinés de calcul de production in situ seront essayés. Outre l'intérêt théorique que présente la modélisation, l'avantage de la mesure in vitro est qu'elle permet d'éviter les pertes de temps et l'emploi de matériel plus important qu'implique :
2. le calcul de la production in situ à partir de mesures faites directement en place ou dans un incubateur de pont exposé à la lumière naturelle et simulant les conditions lumineuses prévalant en divers niveaux de la colonne d'eau grâce à un jeu de filtres atténuateurs de lumière.

Un autre aspect a particulièrement retenu notre attention : c'est l'étude des contributions relatives du microplancton et du nanoplancton à la production en Mer du Nord. Une synthèse a été tentée dans un rapport distinct.

PRODUCTION POTENTIELLE

Le niveau d'éclairement de notre incubateur (0.055 ly/min) est tel que le palier de saturation de la courbe de photosynthèse en fonction de la lumière reçue doit être atteint pour une majorité d'espèces du phytoplancton. On connaît plusieurs valeurs de saturation par la littérature (Schreiber (1927), Jenkins (1937), Wassink et Kersten (1945), Talling (1957), Kain et Fogg (1958), Steemann Nielsen (1937), Steemann Nielsen et Jensen (1957), Ryther (1956), etc...),

En outre, la qualité spectrale de la lumière (ici tubes Philips TL 33) ne serait pas déterminante à l'intensité de saturation (Vollenweider, 1969).

Les valeurs de capacité photosynthétique ainsi obtenues permettent de comparer les potentialités productives d'échantillons pris en des points, profondeurs et temps différents. La relation entre la capacité photosynthétique et le standing stock est manifeste pour autant que l'état physiologique des populations phytoplanctoniques comparées pour ces deux paramètres soit semblable. La productivité (production / biomasse) ou le "productivity index" (Strickland, 1960) rendent compte de cet état physiologique, et leur cartographie permet de situer les lieux d'anomalie dans le réseau des croisières (voir notre rapport : "l'indice de productivité en Mer du Nord" des journées de novembre 1971). On voyait que cet indice restait assez constant au cours d'une même croisière pour une majorité de stations. L'indice de productivité moyen de la croisière 1 est de 3.6 (sigma = 2.0). On remarquait une forte valeur au point 6 (7.25) et de faibles valeurs aux points 11 (1.13) et 13 (1.05). La croisière 2 se caractérisait par un indice moyen de 5.4 (sigma = 2.0) si on excluait le pic extraordinaire du point 18 (20.5). Une faible valeur était enregistrée au point 24 (1.7). A ces résultats, connus l'année passée, s'ajoutent ceux de la croisière 3 et de la croisière 5 (janvier 1972). La croisière 3 montre le même indice moyen de 5.4 (sigma = 1.7) avec une valeur extrême de 8.6 au point 53. L'indice moyen tombe à 3.8 (sigma = 1.2) en hiver (croisière 5).

Les valeurs extrêmes se rencontrent au point 5 (6.0) et au point 20 (1.6). Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles citées par Steemann Nielsen et Hansen (1959) qui, par unité de chlorophylle, donnent les valeurs suivantes de capacité photosynthétique en lumière saturante : 3.5 à 4.5 pour le plancton d'été en zone tempérée et environ 1.5 pour le plancton d'hiver dans les mêmes régions. On ne peut expliquer facilement les "anomalies" en fonction de leur localisation. Remarquons cependant que les points 6 (croisière 1) et 5 (croisière 5) caractérisés par de forts indices sont situés près de l'embouchure de l'Escaut.

On a également estimé l'indice de productivité séparément pour le nanoplancton et le microplancton pour les croisières 1 et 2 et trouvé les valeurs respectives de 5.5 et 2. Malone (1971) a mis en évidence de telles différences et a également démontré la variation de cet indice au cours de la journée pour ces deux catégories du phytoplancton. Les implications possibles de ces différences sont discutées dans le deuxième rapport "on the relative importance of nanoplankton etc...".

La capacité photosynthétique d'échantillons prélevés le long d'un profil vertical reste remarquablement constante pour la grande majorité des stations et pour toutes les croisières. Exprimée en fonction de la capacité photosynthétique maximale enregistrée dans la colonne d'eau, la capacité photosynthétique d'un niveau quelconque est en moyenne de 89 % ($\sigma = 14$), (fig.1). A la surface seulement, on enregistre une diminution légère mais sensible de cette moyenne (78 %, $\sigma = 18$). De cette homogénéité apparente de la colonne d'eau, on peut déduire que les eaux de la Mer du Nord sont bien mélangées et que la turbulence reste relativement élevée pendant toute l'année. Cette homogénéité nous permet pour la suite de ne prendre en considération pour nos calculs que la moyenne pondérée de nos résultats. Des exceptions à cette règle d'homogénéité s'observent cependant quelquefois au voisinage de la zone estuarienne. Dans ce cas, la stratification de la colonne d'eau est manifeste et, selon la saison, on observera une capacité photosynthétique plus grande à la surface ou en profondeur.

La distribution horizontale de la capacité photosynthétique (moyenne pondérée) du phytoplancton en chaque croisière fait apparaître de façon assez nette un gradient décroissant de la côte vers le large (fig. 2). La forme des courbes et leur hauteur est caractéristique de chaque croisière, c.à.d. de chaque saison.

Ainsi, si l'effet promoteur du voisinage de la côte (plus grande quantité de nutriments) se marque toujours, l'effet sera plus prononcé et les niveaux de capacité photosynthétique seront plus importants pour les croisières de printemps (6), d'été (1, 2 et 7) et d'automne (3) que d'hiver (5). Nous ne possédons malheureusement pas assez de données pour établir un cycle annuel, le pic printanier de productivité n'ayant pu être étudié lors des deux années écoulées. On a tout lieu de croire que pour 1972, les croisières 6 et 7 précédaient et suivaient immédiatement la période de développement maximal du phytoplancton. La figure 2 fait apparaître des points ou des groupes de points échappant nettement au gradient. Ainsi, le point correspondant à la station 18 de la croisière 2 qui se caractérise par une capacité photosynthétique très élevée, bien que loin des côtes. On remarque cependant que ce point est également très particulier par son indice de productivité très élevé. Un autre petit groupe de points (stations 2689 et 2552 de la croisière 6) manifeste la propriété inverse (capacité photosynthétique faible à proche distance de la côte), mais ces points sont situés dans une zone très particulière de notre réseau (voisinage de Rotterdam). Les stations situées face à l'embouchure de l'Escaut ou face à Dunkerque présentent parfois aussi cette anomalie dans un sens ou dans l'autre. Cependant, l'impression générale que l'on peut dégager de la mesure de la capacité photosynthétique du phytoplancton faite en de nombreux points de la Mer du Nord, est celle d'une grande homogénéité : il ne semble pas y avoir de distribution du phytoplancton en nuages bien différenciés (patchiness) - significatifs du point de vue de la production primaire - . De plus, à partir de 50 km de la côte, les valeurs de capacité photosynthétique ne varient plus guère au cours de l'année (avec l'exception possible de la période de développement printanier) que dans des limites relativement étroites allant de 1 à 7 mg C/m³/h.

La variation maximale de la capacité photosynthétique qu'implique le changement de marée en une station donnée a été calculée pour tous les points des croisières 1, 2 et 3, à partir des dosages de pigments. Le facteur de variation moyen n'est que de 1.41 avec des valeurs extrêmes de 1.02 et 2.94. Ceci confirme l'impression d'homogénéité que nous retirions des mesures de capacité photosynthétique.

PRODUCTION IN SITU (INT. PROD)

Comme le gradient vertical d'intensité lumineuse n'est pas accompagné par une forte stratification thermique et / ou phytoplanctonique, le problème de l'estimation de l'activité in situ est fort simplifié. Steemann Nielsen a montré que l'activité in situ pouvait être déduite de la mesure de la capacité photosynthétique d'échantillons de surface et de profondeurs particulières (10 % et 1 % de la lumière en surface), de la connaissance de la transparence de l'eau (qui détermine l'épaisseur de la couche euphotique) et de la quantité d'énergie lumineuse ayant frappé la zone étudiée (longueur du jour par exemple). Sa formule
$$\frac{(2a + 2b + c)}{5} \cdot \frac{d}{2} \cdot e$$
 (où a, b et c sont respectivement les capacités photosynthétiques d'échantillons prélevés en surface, au niveau 10 % d'irradiance et au niveau 1 % d'irradiance; où d est la longueur du jour prise du lever au coucher du soleil, et où e est la profondeur en mètres de la colonne d'eau jusqu'au niveau de 1 % d'irradiance) a été utilisée pour le calcul de la production in situ (mg C/m²/ jour) après établissement d'un coefficient de correction déduit de mesures in situ simulées et réelles (voir plus loin).

La transparence de l'eau est un paramètre important, on le voit, puisqu'au cours d'une même croisière, c'est avec la capacité photosynthétique le principal facteur à varier. Le calcul de la transparence de l'eau a fait apparaître plusieurs propriétés. La première est la variation du coefficient de Poole et Atkins en fonction de la distance à la côte. Ce gradient a pu être établi par intercalibration du disque de Secchi et du photomètre immersible (voir rapport "la transparence en Mer du Nord" de Mommaerts et Hönig, publié aux journées de novembre 1971). Les raisons de cette variation sont à rechercher dans la nature différente de l'absorption, dispersion et réflexion des particules en suspension près de la côte et au large et aussi à la présence de produits organiques dissous (yellow substances) près des côtes probablement.

La deuxième est la variation du coefficient d'extinction de l'eau en fonction de la distance à la côte. Comme pour la capacité photosynthétique, chaque croisière fait apparaître un gradient spécifique, très net cette fois, et qui reflète une situation liée au climat (mise en suspension de sédiments par mer agitée) et à l'abondance du plancton. On voit qu'à partir de 50 km, les variations de transparence sont petites (fig. 3).

Comme la capacité photosynthétique et la transparence de l'eau varient en sens contraire dans le transect côte-large, leurs effets se neutralisent (comme il apparaît dans la formule de Steemann Nielsen). On ne peut donc prévoir de modèle ou de gradient typique de la production in situ par m^2/jour en Mer du Nord.

Les valeurs de productivité intégrée calculées pour chaque station des croisières 1 à 7 apparaissent dans les figures 4, 5, 6 et 7. On a également calculé par interpolation les isoplèthes probables de production, ce qui fait apparaître le caractère atypique de la distribution horizontale de la production in situ en Mer du Nord. Au voisinage immédiat de la côte on observe cependant souvent un gradient qui lui est orienté perpendiculairement.

Il est possible d'appliquer ces résultats au calcul de l'uptake des nutriments sans pouvoir préciser toutefois leur forme chimique. Ainsi, pour $1 \text{ mg C}/\text{m}^2/\text{jour}$ seraient prélevés à la phase liquide $0.11 \text{ mg N}/\text{m}^2/\text{jour}$, $0.01 \text{ mg P}/\text{m}^2/\text{jour}$ et $0.8 \text{ mg Si}/\text{m}^2/\text{jour}$. La cartographie de l'uptake affecterait évidemment la même allure que celle calculée pour la production primaire.

Une série d'incubations in situ simulées et in situ réelles nous ont permis de tester l'incubateur de pont et le modèle de Steemann Nielsen. Le profil vertical moyen reconstruit à partir des valeurs obtenues dans l'incubateur de pont permet de distinguer l'effet d'inhibition de la photosynthèse en surface, où la lumière est trop forte (fig. 8). En outre, la comparaison du rapport d'activité photosynthétique microplancton / nanoplancton in vitro et in situ pour un échantillon de même origine montre que in situ, le rapport est en moyenne 5.6 fois plus élevé, ce qui traduit une activité du microplancton 5.6 fois plus importante. Il semblerait donc que le nanoplancton est nettement plus sensible à l'effet d'une trop grande luminosité que le microplancton. On peut toutefois associer à cet effet un effet de discrimination entre l'incubateur de pont et l'incubateur in vitro. En effet, l'activité du microplancton reste en moyenne 1.6 fois plus importante à 35 % d'irradiance, 1.9 fois plus importante à 13 % d'irradiance et 2.3 fois plus importante à 4.5 % d'irradiance dans l'incubateur de pont. Nous pensons que la différence de qualité spectrale (lumière artificielle dans l'incubateur in vitro et spectre complet de la lumière du jour dans l'incubateur de pont) est responsable de cette différence. Ceci n'a pas d'application pratique pour notre étude à ce moment, puisque dans une incubation in situ vraie, la qualité spectrale change avec la profondeur. Nous nous proposons d'étudier le rapport micro- / nanoplancton in situ vrai lors de prochaines croisières et en fonction de la profondeur.

On a pu également apprécier l'effet de la couleur du fond de l'incubateur de pont, lors de sa mise au point. Pendant une première période, le fond était blanc et l'effet de la réflexion importante de lumière dans cet incubateur est très apparent (fig. 8). Le fait de peindre en vert foncé le fond de l'incubateur a amélioré la simulation dans de notables proportions. On ne peut toutefois éviter la distortion, surtout sensible au niveau d'irradiance de 4.5 %, due à la non-sélectivité spectrale des atténuateurs de lumière utilisés dans cet incubateur.

Les valeurs de production intégrée obtenues avec cet incubateur restent cependant fort réalistes quant elles sont comparées avec des mesures in situ directes (tabl. 1).

Compte tenu des corrections découlant de ces observations, on a recherché la relation existant entre les valeurs calculées selon le modèle de Steemann Nielsen et les résultats obtenus par incubation in situ. Cette relation a par la suite permis d'adapter la formule de Steemann Nielsen pour le calcul des productions in situ / m^2 à partir des capacités photosynthétiques mesurées in vitro. Le tableau permet de voir que le modèle de Steemann Nielsen est assez réaliste. Il reste cependant un calcul douteux : c'est l'extrapolation à la journée entière qui est faite en prenant le rapport du temps d'incubation et du temps qui s'écoule entre le lever et le coucher du soleil. Il nous semble bien préférable de considérer le rapport de l'énergie lumineuse reçue pendant l'incubation et de l'énergie lumineuse totale par jour (données en joules / cm^2 / demi-heure de la station de Den Haan). Le tableau 1 permet d'apprécier que cette amélioration apportée au calcul fait à partir d'incubations in situ, stabilise la valeur extrapolée à partir d'incubations séquentielles (2 h, 4h, 8h).

Ceci nous mène pour l'avenir à l'adaptation du modèle original de Steemann Nielsen mais aussi à l'étude de modèles plus analytiques comme ceux de Talling (1957), Vollenweider (1965) et Patten (1965).

REMERCIEMENTS

Il m'est agréable de remercier Mrs. G. BILLEN, O. CROMBOOM et C. JOIRIS pour leur aide à bord du "Mechelen", grâce à laquelle furent acquis nombre des résultats ayant servi à cette synthèse.

TABLEAU I Comparaison des valeurs de production in situ par jour obtenues par mesures directes, ou calculées selon le modèle de Steemann Nielsen

mg C/m ² /jour d'après valeurs in situ			mg C/m ² /jour d'après valeurs in vitro
station	base : joules	base : heures	formule Steemann Nielsen (base : heures)
1344	636 (198)	487 (124)	230
67	706 (220)	676 (173)	333
61	1140 (356)	556 (142)	418
1693	995 (310)	572 (146)	485
1	542 (169)	387 (99)	395
25	585 (182)	749 (192)	440
22	2439 (760)	1639 (411)	690
22 réel	760	411	
21	1432 (447)	1399 (358)	590
2	1230 (946)	759 (506)	667
3	340 (268)	451 (300)	341
20	908 (696)	760 (506)	345
20 réel	696	337	
18 (12h-14h)	702 (540)	1294 (862)	572
18 (12h-16h)	636 (490)	1092 (726)	
18 (12h-21h)	716 (550)	722 (481)	
6	478 (367)	812 (541)	305
9	370 (284)	455 (303)	390
15	930 (715)	1012 (674)	712
11 (14h-16h)	2830 (2176)	3740 (2493)	1425
11 (14h-21h)	2880 (2260)	2089 (1392)	
11 réel	2660	2580	

- 1^{ère} période : 1344 à 21 : rapport in situ simulé / in situ réel = 3.2 (base : joules) et 3.9 (base : heures). Les valeurs corrigées selon ces rapports figurent entre parenthèses.
- 2^{ème} période : 2 à 11 : rapport in situ simulé / in situ réel = 1.3 (base : joules) et 1.5 (valeur moyenne; base : heures).

Légendes des figures

- Fig. 1. Capacité photosynthétique relative (en % de la capacité maximale observée dans la colonne d'eau) d'échantillons pris à différentes profondeurs. Chaque point représente la moyenne de toutes les stations d'une croisière pour des niveaux d'irradiance précis (échelle optique : l'irradiance diminue de moitié à chaque niveau). Les traits horizontaux figurent les déviations standard.
- Fig. 2. Capacité photosynthétique d'échantillons en fonction de la distance à la terre la plus proche. A chaque croisière correspond un gradient particulier.
- Fig. 3. Coefficient d'extinction de l'eau (longueur d'onde : 530 m μ) en fonction de la distance à la terre la plus proche. A chaque croisière correspond un gradient particulier.
- Fig. 4. Courbes de production in situ (mg C/m²/jour) pour la croisière 1 de juin-juillet 1971 (partie inférieure de la carte) et la croisière 2 d'août (partie supérieure de la carte).
- Fig. 5. Courbes de production in situ (mg C/m²/jour) pour la croisière 3 (septembre 1971)
- Fig. 6. Courbes de production in situ (mg C/m²/jour) pour la croisière 6 (avril 1972)
- Fig. 7. Courbes de production in situ (mg C/m²/jour) pour la croisière 7 (juin-juillet 1972)
- Fig. 8. Productions relatives (en % de la production maximale dans la colonne d'eau) d'échantillons incubés à différents niveaux d'irradiance (100 %, 35 %, 13 % et 4.5 %) correspondant aux profondeurs de prise. Chaque point représente la moyenne d'une série d'expériences. Cercles noirs : incubation in situ réelle; carrés blancs : incubation in situ simulée (incubateur blanc); cercles blancs : incubation in situ simulée (incubateur vert foncé).

REFERENCES

- Fleming, R.H., 1939. Composition of plankton and units for reporting populations and productions.
Proc. 6th Pacific Sci. Congr., 3 : 535.
- Jenkins, P.G., 1937. Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus excentricus* in relation to submarine illumination in the English Channel.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 22 : 301.
- Kain, J.M. and Fogg, G.E., 1958. Studies on the growth of marine phytoplankton.
I. *Asterionella japonica* (Gran).
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 37 : 397.
- Ketchum, D.H. and Redfield, A.C., 1948. Some physical and chemical characteristics of algae growth in mass culture.
J. Cellular and Comp. Physiol., 33 : 281.
- Malone, T.C., 1971. Diurnal rhythms in netplankton and nanoplankton assimilation ratios.
Mar. Biol., 10 : 285.
- Patten, B.C., 1965. Community organization and energy relationships in plankton.
Oak Ridge Nat. Lab. Rep. 3634 : 1-60.
- Poole, H.H. and Atkins, W.R.G., 1929. Photoelectric measurements of submarine illumination throughout the year.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 16 : 287.
- Riley, G.A., Conover, S.A., Harris, E. and others., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954.
Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 15.
- Ryther, J.H., 1956. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity.
Limnol. and Oceanogr., 1 : 61.
- Schreiber, E., 1927. Die Reinkultur von marinen Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meerwassers.
Wissensch. Meeresuntersuch., N.F. Abt. 4-2. nr. 10.

- Steemann Nielsen, E., 1937. The annual amount of organic matter produced by the phytoplankton in the Sound of Helsingør.
Medd. Komm. Danmarks Fisk-og Havunders., Ser. Plankton, 3(3)
- Steemann Nielsen, E., 1952. The use of radio-active carbon for measuring organic production in the sea.
J. Conseil Expl. Mer, 18 : 117.
- Steemann Nielsen, E. and Jensen, A., 1957. Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the ocean.
Galathea Report, p. 49.
- Steemann Nielsen, E. and Hansen, V.K., 1959. Measurements with the carbon-14 technique of the respiration rates in natural populations of phytoplankton.
Deep Sea Research 5 : 222.
- Strickland, J.D.H., 1960. Measuring the production of marine phytoplankton.
Bull. Fish. Res. Bd. of Canada, 122.
- Talling, J.F., 1957. The phytoplankton population as a compound photosynthetic system.
New Phytol., 56 : 29
- Vinogradov, A.P., 1953. The elementary chemical composition of marine organisms
Translation by the Sears Foundation for Marine Research,
Yale University, New Haven, U.S.A.
- Vollenweider, R.A., 1965. Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements, p. 427-457.
In C.R. Goldman (ed.), Primary productivity in aquatic environments. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18 Suppl.,
University of California Press, Berkeley.
- Vollenweider, R.A. (ed.), 1969. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments
(I.B.P. Handbook n° 12). Blackwell Scient. publ., Oxford and Edinburgh.
- Wassink, E.C. and Kersten, J.A.M., 1945. Photosynthesis and fluorescence of the chlorophyll of diatoms.
Enzymologia, 11 : 282.

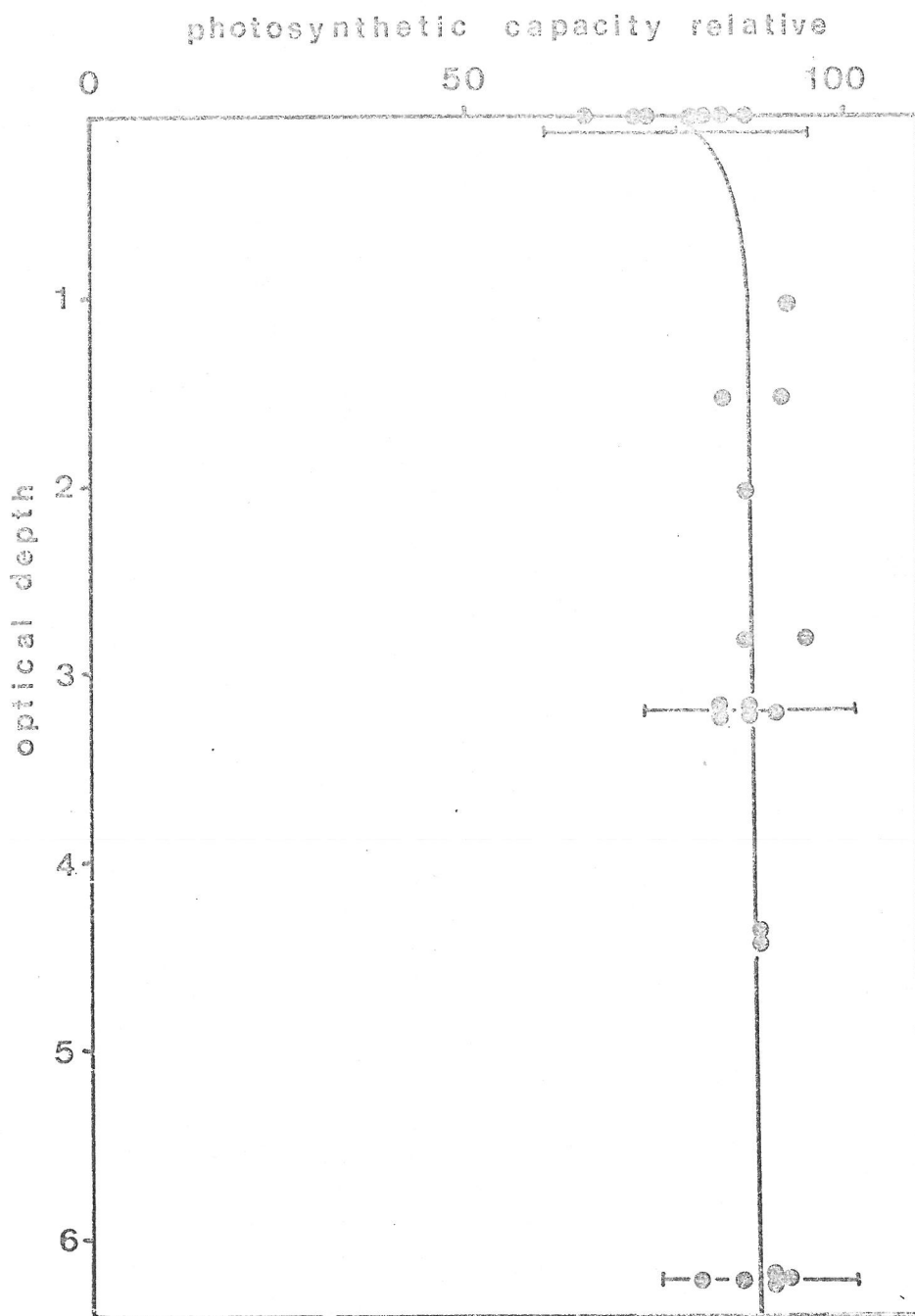
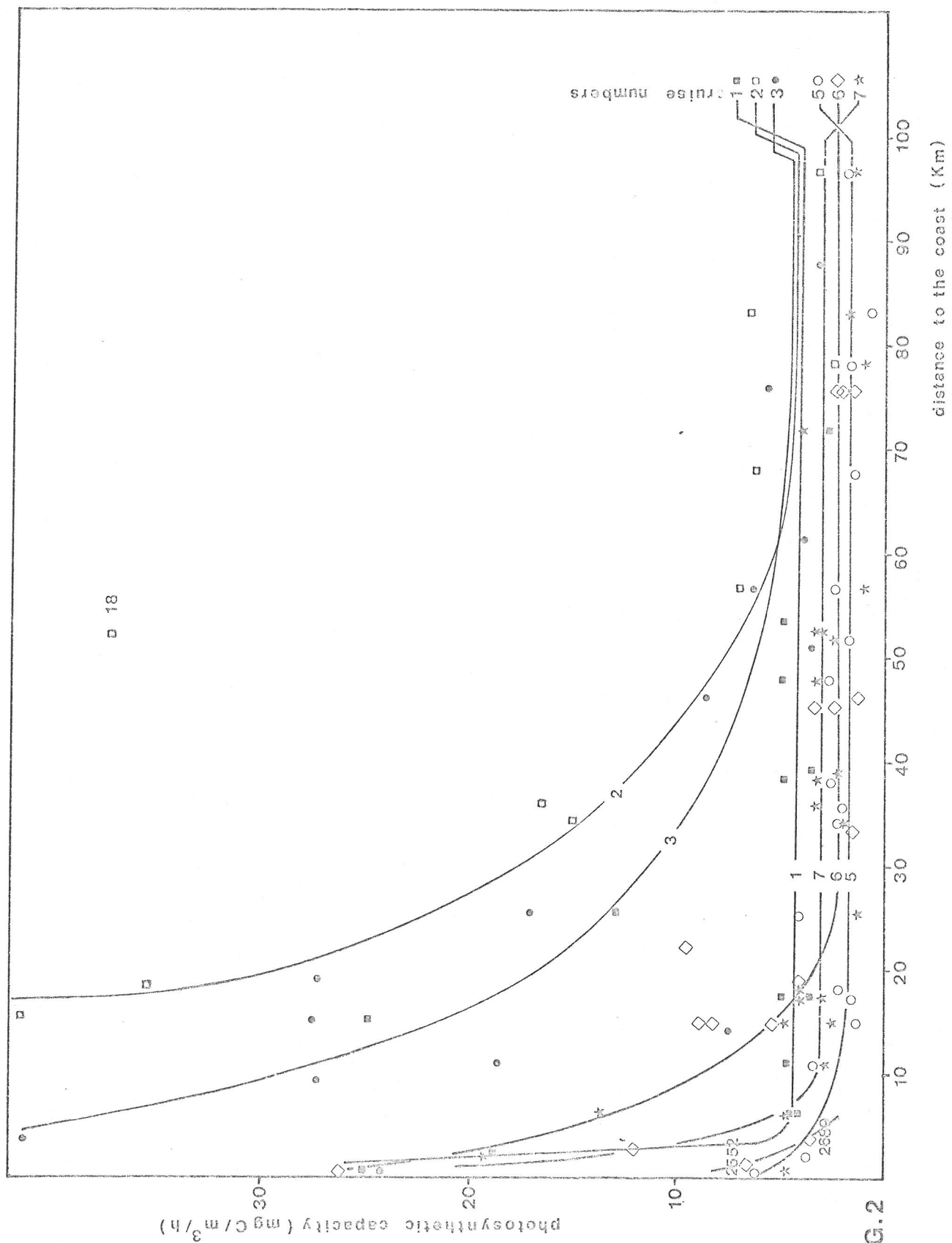


FIG. 1



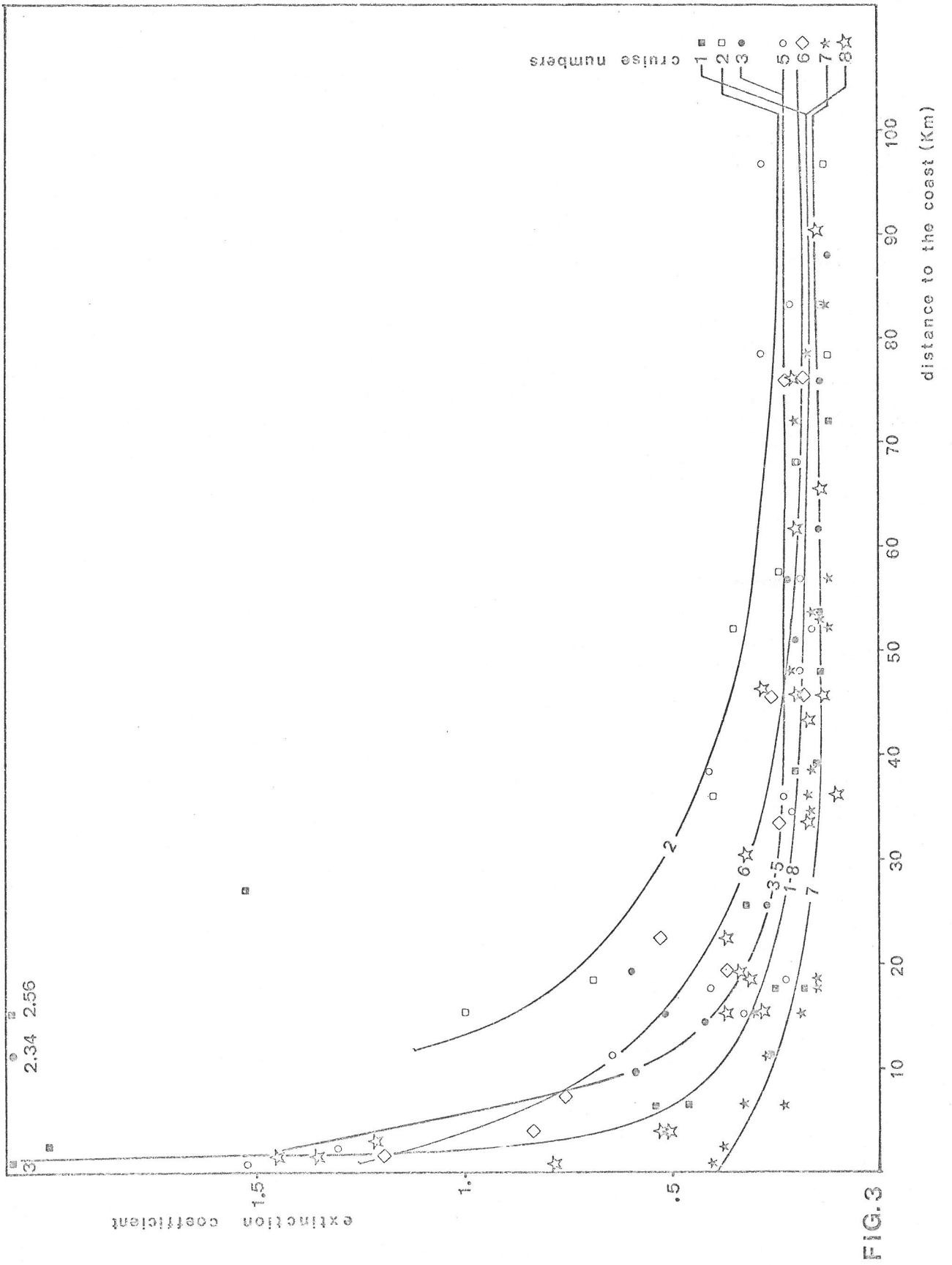
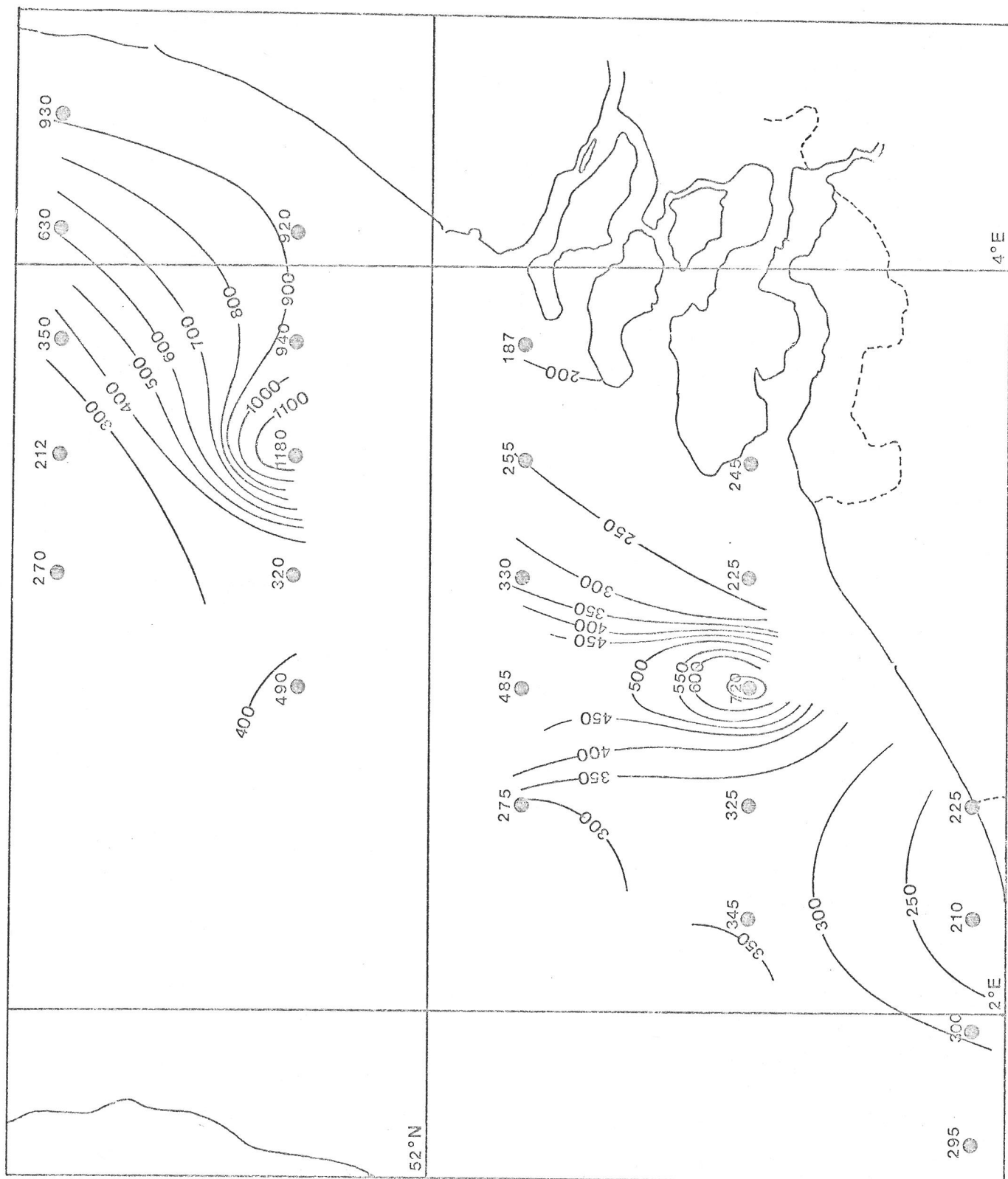


FIG.4



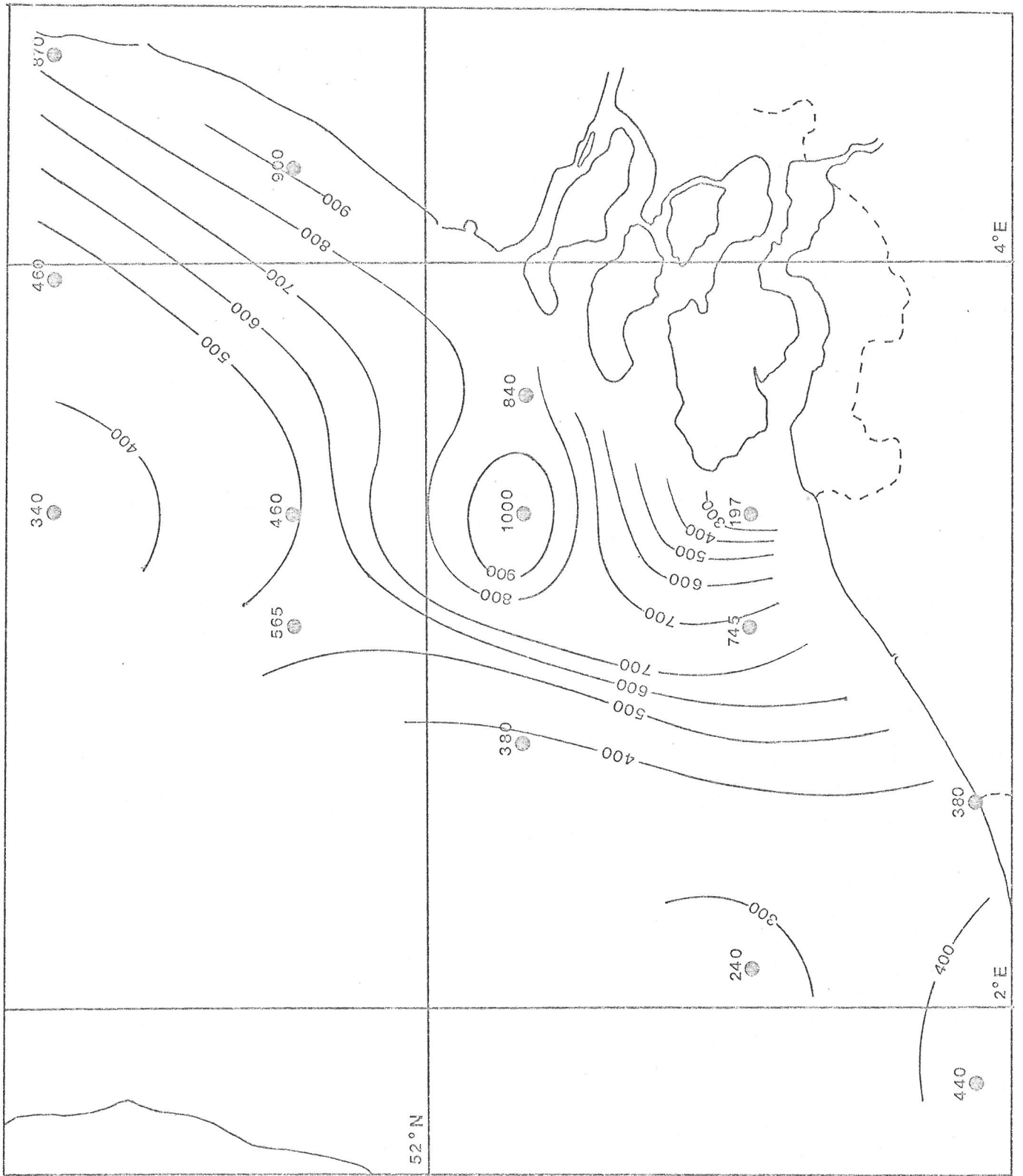


FIG. 5

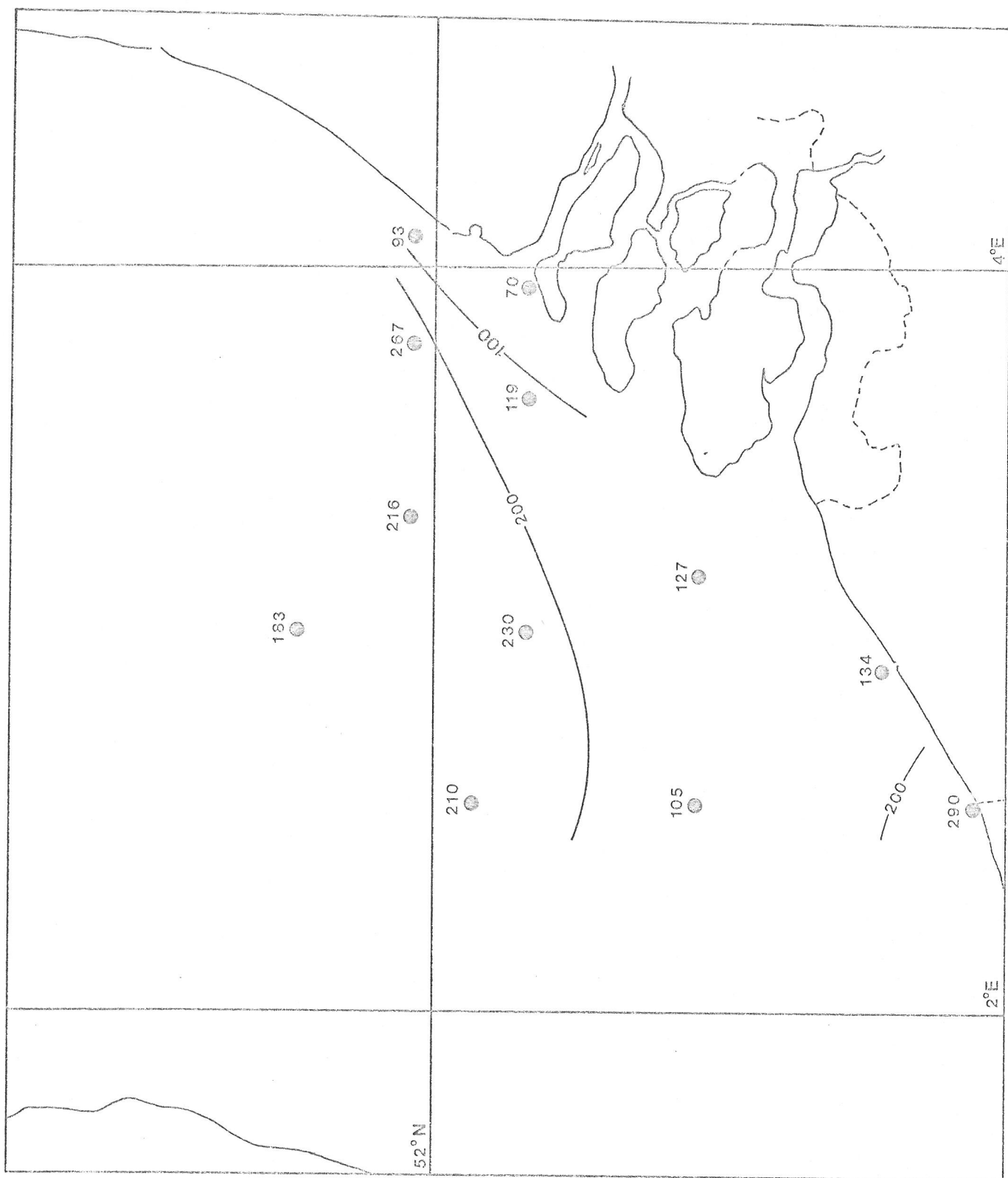
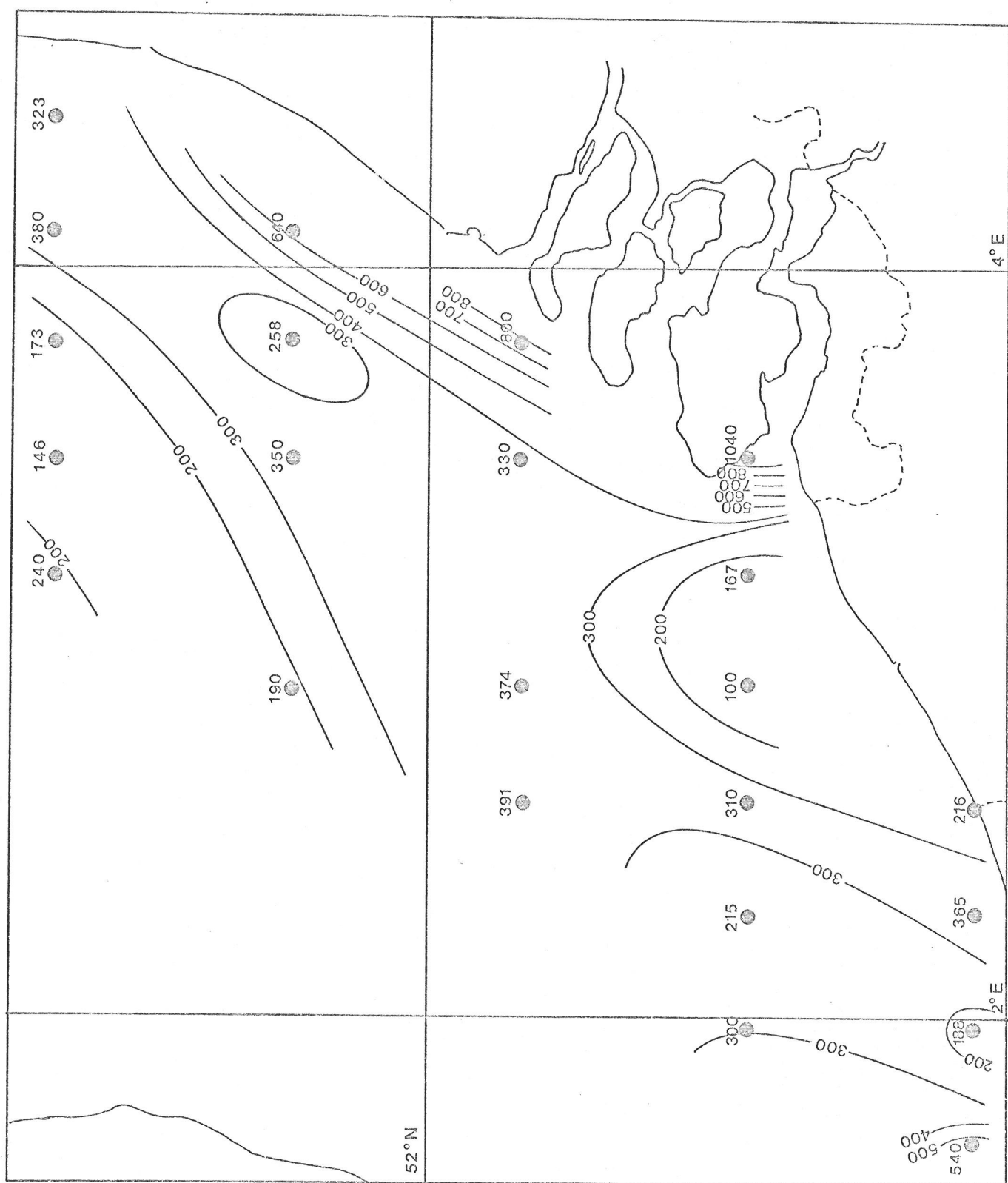


FIG. 6



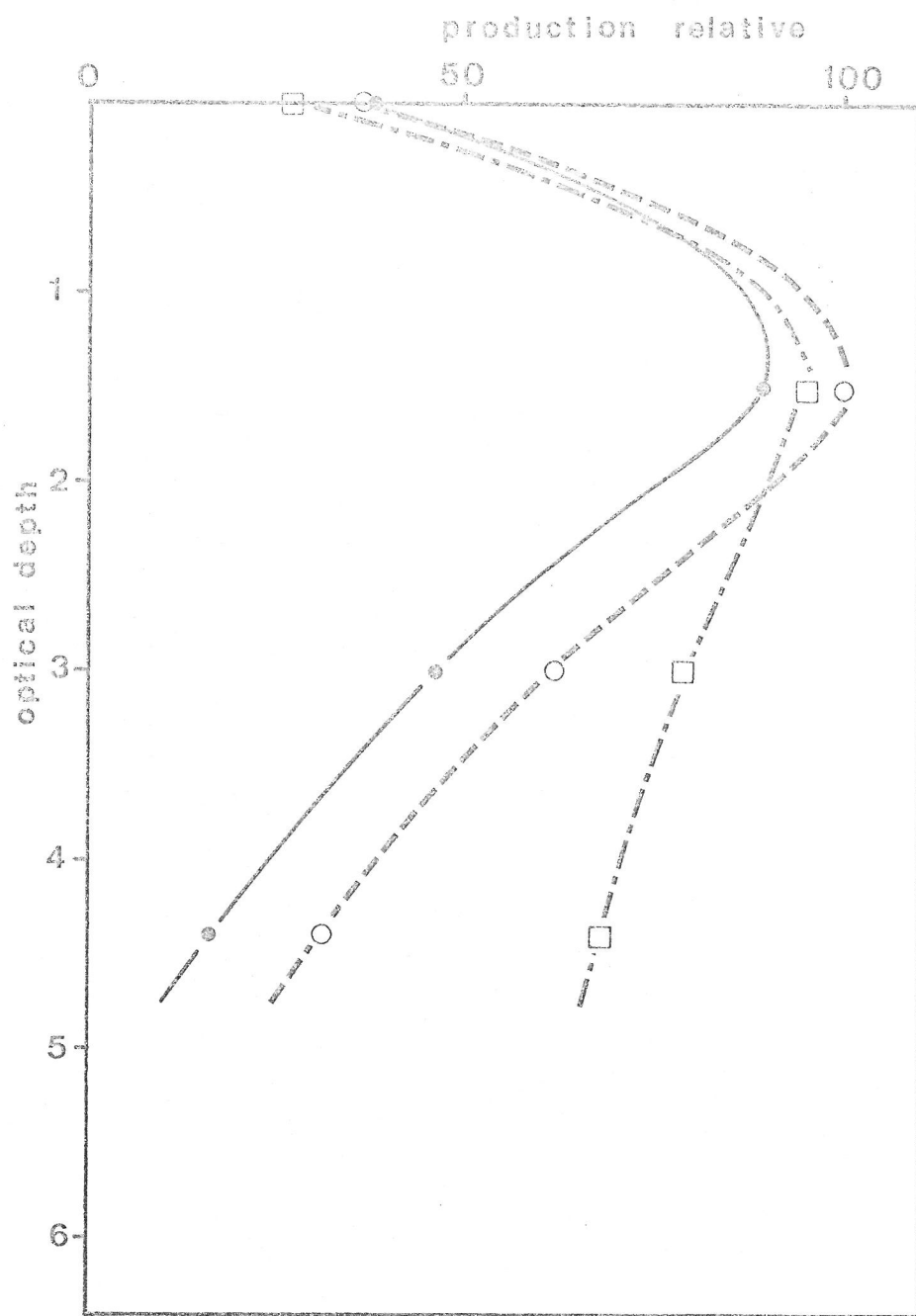


FIG. 8